Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des Dinophilus apatris.

Inaugural-Dissertation

der

Philosophischen Fakultät (Sektion II) der Ludwig-Maximilians-Universität München.

Vorgelegt

am 19. Februar 1906

von

Hans Freiherrn von Malsen.

Hierzu 1 Tafel.

Sonder-Abdruck
aus dem
Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte
Bd. 69. 1906.
Verlag von Friedrich Cohen in Bonn.

Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des Dinophilus apatris.

Von

Hans Freiherrn von Malsen.

Hierzu Tafel II.

I. Teil.

Geschlechtsbestimmende Einflüsse.

Nachdem mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor Dr. Richard Hertwig, schon in den Jahren 1902 und 1903 in der bayrischen Akademie der Wissenschaften zu München seine Ansicht über ein bestehendes Wechselverhältnis zwischen Kern und Protoplasma vorgetragen hatte, entwickelte und begründete er seine neue Theorie der Kernplasmarelation zum ersten Male eingehender vor der fünfzehnten Jahresversammlung der Deutschen zoologischen Gesellschaft zu Breslau im Juni 1905.

Welch hervorragende Tragweite den von R. Hertwig ausgesprochenen Gedanken für unsere Kenntnis von der Zelle überhaupt, für das so viel umstrittene, bisher aber noch vollkommen dunkle Geschlechtsproblem im besonderen zukommt, brauche ich, sein Schüler, wohl nicht zu erörtern.

In vorliegender Arbeit nun sind die Ergebnisse eines der zahlreichen Versuche niedergelegt, die im Laufe der letzten Jahre zur Aufklärung der geschlechtsbestimmenden Einflüsse im Münchener zoologischen Institut unternommen wurden.

Wenn meine persönliche, im folgenden entwickelte Ansicht in manchen Nebenpunkten von der Hertwigs abweicht, und auch seine Theorie erst am Schlusse besprochen wird, so liegt der Grund hierfür hauptsächlich darin, dass ich bei meinen Untersuchungen auf die Ergründung der Kernplasmarelation nicht Rücksicht genommen habe und zwar aus dem einfachen Grunde, weil mir diese Ansichten mit ihrer näheren Begründung erst nach Abschluss der Experimente genauer bekannt wurden.

Als Versuchsobjekt wählte ich auf Anregung meines Lehrers den, systematisch eine Mittelstellung zwischen rhabdocölen Turbellarien und Archianneliden einnehmenden Wurm Dinophilus apatris. Der hochgradige Geschlechtsdimorphismus dieses Tieres

spricht sich schon im Ei aus, so dass es in diesem besonderen Falle möglich ist, von männlichen und weiblichen Eiern zu reden. Beide unterscheiden sich sehr auffallend durch ihre Grösse. Meine Messungen an konserviertem Material ergaben durchschnittlich:

weibliche Eier . . .	0,113	mm	lang
„ „ . . .	0,086	„	dick
männliche Eier . . .	0,036	„	lang
„ „ . . .	0,030	„	dick

Die extremsten von mir, an Eiern der Zimmerkulturen, genommenen Maße betragen:

weibliche Eier . . .	140 μ	Länge
„ „ . . .	100 μ	Dicke
und . . .	86 μ	Länge
„ . . .	66 μ	Dicke
männliche Eier . . .	46 μ	Länge
„ „ . . .	33 μ	Dicke
und . . .	33 μ	Länge
„ . . .	26 μ	Dicke

Wie man sieht, sind die Grössenschwankungen, besonders der weiblichen Eier, recht bedeutend.

Die Eier der Kälte- und Wärmekulturen zeigten im wesentlichen die gleichen Maße.

Die Angaben von Korschelt und Nelson stimmen mit obigen überein. Ersterer gibt für die weiblichen Eier als Durchschnitt 0,111 mm Länge und 0,092 mm Dicke, letzterer als Durchmesser derselben 97,66 μ an.

Ähnliches ist bei gewissen Rotatorien, z. B. Hydatina, bei Phylloxera und Bombyx mori der Fall, ohne dass jedoch der Grössenunterschied der Eier so regelmässig ausgeprägt ist wie bei Dinophilus. Die Wintereier der Daphnoiden, aus denen stets Weibchen hervorgehen, sind ebenfalls durch besondere Grösse vor den Sommereiern ausgezeichnet.

Die männlichen Eier des Dinophilus machen meistens einen kugelrunden Eindruck, während die weiblichen oval sind. In der Coconhülle, besonders aber im Mutterleibe, liegen die Eier jedoch so eng beisammen, dass die weiblichen durch gegenseitige Kompression eine sehr unregelmässige Form erhalten. Die männlichen bewahren in der Regel ihre Gestalt, weil sie gewöhnlich

in irgend einer freien Ecke, manchmal zwischen den weiblichen, häufig am Rande des Geleges, Platz finden. Im Laufe meiner Untersuchungen fand ich mehrfach Eier, die eine mittlere Grösse zwischen beiden Arten hatten (vergl. die Maße), auch diese waren jedoch stets sicher als weibliche Eier anzusprechen.

Die Eier werden zu mehreren in einem Gelege vereinigt, das fast ausnahmslos männliche und weibliche enthält und sich, bei seiner Ablage ins Wasser, mit einer gallertigen, durchsichtigen, ziemlich zähen, aber elastischen Hülle umgibt.

Kultur- und Untersuchungsmethode.

Das Material stammte aus der zoologischen Station zu Triest. Es kam Anfangs Juni 1904 in München an. In den mittelgrossen Einmachgläsern, die mit Seewasser und Algen gefüllt, zum Versand gedient hatten, schienen sich die Tiere sehr wohl zu fühlen und vermehrten sich bald lebhaft. Ich fütterte sie mit Fleisch von Anadonta mutabilis. Diese Nahrung wurde offenbar sehr gerne angenommen. Der Darm der Weibchen war stets gefüllt mit dem rötlichen Futter. Ausserdem fand ich häufig Diatomeen im Darm, die jedenfalls von den Wänden der Kulturgefässe aufgenommen wurden. Das Fleisch tränkte ich zuerst mit Seewasser und verteilte es dann in kleinen Stückchen am Boden. Besonders die schon stark angefaulten Brocken waren stets von zahlreichen Dinophili besucht. In den Wärmekulturen und in kleinen Gefässen, hauptsächlich den Uhrschälchen, bildete sich häufig an der Wasseroberfläche ein dicker Bakterienschleim, der über Nacht auch oft den Boden und die Wände des Behälters überzog. Die unerwünschte Folge davon war stets das Eingehen der Kultur. Ich suchte später die sich bildenden Bakterienmassen immer sofort herauszufischen. In der Regel gelang es auch ihr Überhandnehmen zu verhüten. Die grossen Gläser wurden von Zeit zu Zeit durchlüftet, eine Prozedur, während der sich die Würmer in den Schlamm zu verkriechen pflegten.

Da die Tiere stets die dunkelste Stelle ihres Behälters aufsuchten, schützte ich die Gläser nach Möglichkeit vor Licht. Ihre grosse Empfindlichkeit dagegen war gut zu benützen für den Fang. Sowie ich nämlich ein Uhrschälchen aus dem Dunkeln ins Helle brachte, kamen alle, bisher im Bodenschlamm ver-

borgenen Weibchen, eilfertig an die Stelle des Wasserrandes gekrochen, die am weitesten vom Lichte abgewendet war. Hier konnte ich bequem unter der Standlupe die ganze Kolonie zählen und die gewünschten Tiere herausfangen.

Im allgemeinen bietet Dinophilus der Kultivierung keine besonderen Schwierigkeiten. Die Kulturen hielten sich jedoch in etwas grösseren Gefässen bedeutend besser als in Uhrschälchen. In mancher Beziehung wäre es erwünscht gewesen, Weibchen längere Zeit einzeln zu halten und ihre Gelege zu zählen. Mit solchen Einzelkulturen erzielte ich jedoch keine Erfolge. Die Tiere starben stets sehr bald. Aus diesem Grunde ist es mir leider auch nicht möglich, die Zahl der von einem Weibchen in einer bestimmten Zeit und in den verschiedenen Temperaturen abgelegten Eier genau anzugeben. Die Unterschiede in der Häufigkeit der Eiablage bei verschiedenen Temperaturen sind jedoch so bedeutend, dass die später zu erwähnenden Angaben hierüber auch ohne genaue Zählung vollständig zuverlässig sind.

In den grossen Versandgläsern hatten sich die Würmer einige Male so stark vermehrt, dass ich die Kolonie in 2—3 Gläser verteilte. Merkwürdigerweise gediehen sie aber in den neuen Behältern nicht. In kürzester Zeit war in diesen kein Wurm mehr vorhanden, obwohl alle Existenzbedingungen anscheinend unverändert geblieben waren. Ende Juni dieses Jahres starben sämtliche Kulturen ohne sichtbaren Grund ab, nachdem sich die Stammzuchten ein Jahr lang gut gehalten und fortgepflanzt hatten.

Bei Nelson finde ich die Angabe, dass Dinophilus im freien Meere bei Eintritt des warmen Wetters zu verschwinden pflegt. Er glaubt, dass nur einzelne Tiere während des Sommers die Art erhalten. Die Steigerung der Wärme auf mehr als 24° C wurde im Aquarium durchgehends sehr schlecht vertragen. Die bei Kältekulturen angewandte Temperatur von durchschnittlich 13° C schadete meistens nicht. Eine, anfangs aus zirka 50 Weibchen bestehende Kolonie hielt sich vom 20. Februar bis zum 11. April und vermehrte sich ansehnlich.

Eigentümlich, aber für die Beobachtung sehr günstig, war die Art, wie die Weibchen ihre Eier ablegten. Eine grosse Anzahl Cocons fand sich stets im Bodenschlamm oder auf den Algenblättern verstreut. Weitaus der grösste Teil der Gelege

wurde aber an die Glaswand der hohen Zuchtgefässe, und zwar am äussersten Wasserrande, abgesetzt. Zu Zeiten reger Legetätigkeit fand sich hier ein 1—2 mm breiter, weisser Streifen, der aus vielen Hunderten von Gelegen bestand.

Die Zählung der Eier in den Gelegen erfolgte auf dem Objektträger unter dem Mikroskop mit Leitz Oc. 1, Obj. 3. Die weiblichen Eier erscheinen im durchfallenden Lichte undurchsichtig, gelblich weiss, die männlichen durchsichtig und fast wasserhell. Im auffallenden Lichte, das stets zur Kontrolle angewendet wurde, sind die weiblichen Eier glänzendweiss, die männlichen mehr grau. Um die männlichen sicher erkennen zu können, ist es unbedingt notwendig, das Gelege nach allen Seiten hin zu drehen. Da nämlich die weiblichen Eier durch die darüber liegenden durchsichtigen, männlichen hindurchscheinen, werden letztere leicht übersehen.

In den späteren Zeiten meiner Versuche hielt ich die Kulturen in 8 cm hohen, rechteckigen Gläsern, auf deren Öffnung gerade ein Objektträger passte. Wenn ich diesen nun mit dickem Vaseline an den Gefässrändern befestigte und das, bis zum Rande mit Wasser gefüllte Gefäss damit fest schloss, war es ganz gut möglich, das Glas auf die Seite unter das Mikroskop zu legen und die an den Wänden abgelegten Eier mit leidlicher Genauigkeit zu zählen. Störende Unebenheiten der Glaswand lassen sich durch einen Tropfen Immersionsöl leicht ausgleichen. Für genaue Zählungen eignet sich jedoch diese Methode nicht.

Versuche.

Die Versuche wurden in der Weise durchgeführt, dass in der Zimmertemperatur mit 19° C, im Thermostaten mit 26° C und in der Kühlkammer mit 13° C je ungefähr 50 Weibchen als Hauptkultur gehalten wurden. Daneben dienten stets mehrere, ebenso grosse Parallelkulturen, sowie einige Uhrschälchen mit nur einem oder ganz wenigen Weibchen in allen Temperaturen als Reserve und zur Kontrolle.

Die niedrige Temperatur für die Kältekultur wurde im Sommer durch das Wasser der städtischen Leitung erzielt, das die feuchte Kammer überrieselte und eine durchschnittliche Temperatur von 14° C hat. Von Mitte Juli bis Ende August vorigen Jahres stieg die Zimmertemperatur infolge der ausser-

ordentlichen Sommerhitze auf durchschnittlich 24°, so dass während dieser Zeit in den Zimmerkulturen keine Zählungen vorgenommen werden konnten. Diesen ersten Sommer überstanden die Kulturen gut, obwohl nach Nelsons früher erwähnter Angabe, dies im Freileben nicht der Fall zu sein scheint.

Die sämtlichen Zuchtgefässe wurden in der Regel täglich, zeitweise nur alle 2—3 Tage durchgesehen, alle vorhandenen Gelege herausgefischt, die Eier gezählt und dann in ein eigenes Sammelgefäss geworfen oder konserviert. Die Zahl der Gelege und der Eier, das Geschlechtsverhältnis der Eier, Temperatur und Datum wurden bei jeder Zählung mit allenfallsigen Bemerkungen in eine Liste eingetragen.

Ergebnisse.

I. Normalkultur im Zimmer.

Korschelt gibt das gewöhnliche Geschlechtsverhältnis zwischen männlichen und weiblichen Eiern auf 1:2 an. Es würden doppelt soviel Weibchen als Männchen geboren. Das von mir gefundene Verhältnis ist etwas günstiger für die Weibchen.

Ich habe gezählt:

Tabelle 1.

Anzahl der Gelege	Darunter		Geschlechtsverhältnis
	♂	♀	♂ : ♀
202	327	813	1 : 2,4

Im Verlaufe der Experimente habe ich aus den Normalkulturen bedeutend mehr Gelege entnommen und gezählt. Da das Geschlechtsverhältnis aber immer annähernd das gleiche blieb, wurden nicht alle Zählungen in die Listen eingetragen.

Die Zahl der zu einem Gelege vereinigten Eier beträgt nach dieser Zählung im Durchschnitt 5, 6. In der Tat bilden Gelege von 5 bis 6 Eiern die Regel. Häufig finden sich solche mit einem männlichen und zwei weiblichen Eiern. Gelege mit 10 bis 14 Eiern kommen öfter vor. Es ist also in der Grösse der Gelege schon von Natur aus eine grosse Variationsbreite vorhanden. Das Verhältnis der Geschlechter im einzelnen Gelege ist geringen Schwankungen unterworfen, im allgemeinen aber ziemlich konstant.

Die Weibchen kriechen meistens lebhaft an den Wänden des Glases herum. Die Eiablage war stets ziemlich rege. Zu gewissen Zeiten steigerte sie sich etwas, um dann wieder einige Wochen flauer zu werden. Zeiten, zu denen in den Normalkulturen keine frischen Gelege zu finden gewesen wären, gab es nicht.

II. Kältekultur.

Das Gesamtresultat vierer Kältekulturen, die von Mitte Juli 1904 bis Mitte März 1905 geführt wurden, spricht sich in folgenden Zahlen aus:

Tabelle 2.

Anzahl der Gelege	Darunter		Geschlechtsverhältnis
	♂	♀	♂ : ♀
925	973	2975	1 : 3,5

Die Zahl der Eier pro Gelege beträgt im Durchschnitt 4,2.

Eine dieser Kulturen wurde geführt vom 19. bis 31. Juli. Die Zimmertemperatur, aus der die Tiere kamen, war bis auf 26° gestiegen. Die Temperatur der Kältekultur konnte zu dieser Zeit zwar nicht ganz konstant gehalten werden, betrug aber durchschnittlich 15°. Sehr interessant sind nun folgende Einzelergebnisse:

Tabelle 3.

Datum	Anzahl der Eier		Geschlechtsverhältnis
	♂	♀	♂ : ♀
19. 7.	4	8	1 : 2,0
25. 7.	9	22	1 : 2,4
31. 7.	21	60	1 : 2,8

Während also die Gelege, die sich noch in der erhöhten Zimmertemperatur angelegt hatten, nur doppelt soviel Weibchen als Männchen enthalten, steigert sich die Zahl der weiblichen Eier unter dem Einfluss der Kälte in wenigen Tagen fast auf das dreifache der männlichen.

In einer anderen Kontrollzucht, die vom 6. September bis 10. Oktober geführt wurde, betrug die Temperatur anfangs 18°

und sank allmählich auf 9°. Drei charakteristische Einzelresultate zeigt die folgende Tabelle:

Tabelle 4.

Datum	Temperatur	Anzahl der Eier ♂	Anzahl der Eier ♀	Geschlechtsverhältnis ♂ : ♀
7. 9.	18°	26	54	1 : 2
28. 9.	12,5°	39	170	1 : 4,3
10. 10.	9°	12	41	1 : 3,4

Auch hier nimmt die verhältnismässige Zahl der weiblichen Geburten mit dem Sinken der Temperatur zu. Die Weibchen bewegten sich in den Kältekulturen nur sehr wenig und langsam. Im Vergleich zu den Normalkulturen war eine bedeutende Herabsetzung ihrer natürlichen Lebhaftigkeit augenscheinlich. Die Eiablage war ebenfalls viel weniger rege. Zur Feststellung dieser letzteren Tatsache möge das Ergebnis einer weiteren Kontrollzucht dienen.

Eine grössere Anzahl geschlechtsreifer Weibchen wurde aus einem grossen, im Zimmer bei 19° gehaltenen Glase, in dem die Eiablage gerade besonders lebhaft war, in die Kälte bei 11° gebracht. Obwohl die Tiere Eier im Leibe hatten, setzten sie während der folgenden 18 Tage nicht ein einziges Gelege ab.

III. Wärmekultur.

Die Wärmekulturen waren stets von kurzer Dauer. Sie wurden im Thermostaten bei durchschnittlich 26° geführt. In den Uhrschälchen starben die Tiere in der Regel schon nach drei bis vier Tagen. Nur in grösseren Gefässen gelang es mir, zwei Kulturen längere Zeit zu erhalten. Da die Ergebnisse etwas verschieden sind, will ich zunächst die beiden Kulturen einzeln anführen.

Tabelle 5.

(Kultur A vom 6. bis 28. Juli.)

Anzahl der Gelege	Darunter ♂	Darunter ♀	Geschlechtsverhältnis ♂ : ♀
222	249	327	1 : 1,3

Zahl der Eier pro Gelege: 2,6.

Tabelle 6.

(Kultur B vom 12. September bis 6. Oktober.)

Anzahl der Gelege	Darunter		Geschlechtsverhältnis
	♂	♀	♂ : ♀
161	258	559	1 : 2,1

Zahl der Eier pro Gelege: 5,0.

Wenn wir beide Kulturen zusammen nehmen, ergibt sich als Resultat:

Tabelle 7.

Anzahl der Gelege	Darunter		Geschlechtsverhältnis
	♂	♀	♂ : ♀
383	507	886	1 : 1,7

Anzahl der Eier pro Gelege: 3,6.

Einige Einzelergebnisse werden eine noch deutlichere Sprache reden. Bei der Kultur A war die Temperatur im Thermostaten vom 25. auf 27. Juli von 23° auf 26,6° gestiegen. Die Wirkung spricht sich in folgender Tabelle aus:

Tabelle 8.

Datum	Temperatur	Anzahl d. Gelege	Darunter		Geschlechtsverhältnis
			♂	♀	♂ : ♀
25. 7.	23°	34	25	36	1 : 1,4
27. 7.	26,6°	36	48	53	1 : 1,1

Die Erhöhung der Temperatur um 3,6° bewirkte also innerhalb zweier Tage eine Zunahme der männlichen Geburten.

Die Kultur B ergab bei der ersten Zählung, nachdem die Weibchen aus der Zimmertemperatur in eine Wärme von 28° überführt worden waren, folgende Zahlen:

Tabelle 9.

Anzahl der Gelege	Darunter		Geschlechtsverhältnis
	♂	♀	♂ : ♀
20	30	43	1 : 1,4

In der Wärme zeigten die Würmer eine auffallend vermehrte, unruhige Beweglichkeit. Die Eiablage war sehr rege. In manchen Kulturen, besonders in kleinen Gefässen, trat aber schon nach wenigen Tagen, mehrmals schon nach 24 bis 48 Stunden, eine starke Schädigung der Tiere und baldiger Tod ein.

Der durch die Temperatur veranlasste Unterschied in der Schnelligkeit der Entwicklung und der Intensität der Geschlechtsbetätigung geht klar aus zwei weiteren Versuchen hervor: Am 18. Juni wurden zwei Gelege, deren Eier schon in vorgeschrittenem Furchungsstadium waren, in die Kühlkammer gebracht. Am 3. Juli schlüpften die ersten Weibchen aus. Am 22. Juli, also nach 19 Tagen, fand ich das erste Gelege.

Am 25. Juni kamen drei Gelege in den Thermostaten. Am 1. Juli schlüpten die jungen Weibchen aus und bereits am 6. Juli, also nach fünf Tagen, wurden die ersten neuen Gelege abgesetzt.

Eine äusserst auffallende Folgeerscheinung der Wärme war das häufige Vorkommen von Weibchen, deren ganzer Leib vom After bis zum Schlund so sehr mit Eiern angefüllt war, dass der Kopf des Tieres nur mehr als ganz kleines Pünktchen gegenüber dem ungeheuer angeschwollenen Leibe erschien, der Darm aber bis zur Unsichtbarkeit zusammengepresst war. Diese Tiere reagierten zwar noch durch schwache Regungen auf Berührungen mit der Präpariernadel, waren im übrigen aber unfähig, sich zu bewegen und gingen bald ein.

Zusammenfassung und Schlussfolgerungen.

Nachstehende Tabelle gibt eine Zusammenstellung der Hauptergebnisse:

Tabelle 10.

Kultur	Geschlechtsverhältnis ♂ : ♀	Eier pro Gelege
Zimmer	1 : 2,4	5,6
Kälte	1 : 3,5	4,2
Wärme	1 : 1,7	3,6

Vergleichen wir nun die in Kälte und Wärme erhaltenen Zahlen mit denen der Normal- oder Zimmerkultur, so ergibt sich als sicheres Resultat:

1. In der Kälte nimmt die relative Zahl der weiblichen Geburten bedeutend zu. Die Grösse der Gelege geht zurück.

Als weitere Folge der niederen Temperatur muss angesehen werden:

Sinken der Lebensenergie im allgemeinen, die sich durch sichtliche Abnahme der natürlichen Lebhaftigkeit ausspricht, und bedeutender Rückgang der Geschlechtstätigkeit, sich äussernd durch Verzögerung der Eibildung und Eiablage.

2. In der Wärme steigt die Zahl der männlichen Geburten.

Die Grösse der Gelege geht noch mehr zurück als in der Kälte. Ein Cocon umschliesst kaum mehr als die Hälfte der Eier bei normaler Temperatur.

Die natürliche Lebhaftigkeit der Weibchen nimmt stark zu, Produktion und Ablage der Eier steigert und beschleunigt sich sehr bedeutend.

Die überaus heftige Beeinflussung der Weibchen durch Temperaturerhöhung geht am deutlichsten aus einem Versuche hervor, den ich im März 1905 anstellte.

Am 17. März brachte ich eine Anzahl Weibchen aus einer grösseren Kältekultur, in der die Eiablage sehr gering war, in einem Uhrschälchen in Zimmertemperatur. Am nächsten Tage bereits fand ich

16 Gelege mit 23 ♂ und 30 ♀ Eiern.

In der Kältekultur, aus der die Tiere entnommen worden waren und die ungleich mehr Weibchen enthielt, fanden sich am gleichen Tage nur

2 Gelege mit 1 ♂ und 3 ♀ Eiern.

Ebenso legten drei Weibchen, die aus dem Zimmer in den Thermostaten mit 26° überführt worden waren, nach drei Tagen

4 Gelege mit 7 ♂ und 8 ♀ Eiern ab.

Der Einfluss der Temperatur auf Geschlechtsverhältnis und Geschlechtstätigkeit ist am bedeutendsten während der ersten drei bis vier Tage ihrer Einwirkung. Im Laufe länger dauernder Kulturen scheint der Organismus allmählich wieder mehr ins Gleichgewicht zu kommen. Jedoch zeigte sich auch in den letzten Tagen der am längsten dauernden Kulturen immer noch ein merkbarer Unterschied gegen normale Verhältnisse.

So ergab in der in Tabelle 2 angeführten Kältekultur eine Zählung vom 8. März 1905

16 ♂ und 44 ♀ Eier,

was einem Geschlechtsverhältnis von 1 : 2,7 entspricht.

In der Wärmekultur der Tabelle 6 fand ich am letzten Tage, also am 6. Oktober 1904

17 männliche und 24 weibliche Eier,

somit ein Geschlechtsverhältnis von 1 : 1,4.

Dass Wärme im allgemeinen anregend wirkt, Kälte aber die Lebensenergie der Organismen herabsetzt, so lange die physiologische Grenze nicht überschritten wird, ist eine altbekannte, oft beobachtete Tatsache. Ich habe sie hier nur besonders hervorgehoben, weil sie mir wichtig zu sein scheint für die Erklärung des überraschendsten Ergebnisses meiner Experimente:

Die Einwirkung der Temperatur auf das Geschlecht der Nachkommen bei Dinophilus apatris.

Über das so interessante Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen existieren ziemlich wenig exakte Experimente oder Beobachtungen.

Im vorliegenden Falle scheint nur die grössere oder geringere Höhe der Temperatur geschlechtsbestimmend zu wirken. Die Frage ist nun, wirkt die Temperatur direkt auf das Geschlecht oder nur indirekt und in welchem Zeitpunkt tritt diese Wirkung ein?

Nachdem die Eier bereits bei ihrer Ablage geschlechtlich getrennt sind, müssen die zur Bildung eines männlichen oder weiblichen Eies führenden Kräfte während der Ovogenese tätig sein, sie müssen notwendigerweise auf die Ovogonie oder die entstehende Ovocyte einwirken.

Die weitere Frage lautet also: Wie kann die Temperatur im besonderen Falle des Dinophilus die bei der Eibildung im mütterlichen Leibe sich abspielenden Vorgänge beeinflussen und wie kann eine Einwirkung auf das Geschlecht der Nachkommen zustande kommen?

Um diese Frage beantworten zu können, muss ich einige der Beobachtungen, die den zweiten Teil vorliegender Arbeit bilden, herausgreifen. In der besonderen Art der Eibildung

scheint mir nämlich der Angriffspunkt zu liegen, an dem die Temperatur einsetzen kann, um in diesem Falle scheinbar geschlechtsbestimmend zu wirken.

Die Weibchen des Dinophilus apatris besitzen, wie auch Korschelt schon beobachtete, keine eigentliche Geschlechtsdrüse. Die Ovogonien entstehen aus dem einschichtigen Darmepithel und kommen aus diesem in einen, von mir als Ovarium bezeichneten, ventral zwischen Magen und Enddarm gelegenen Raum. Eine Vermehrung der Urgeschlechtszellen durch Teilung konnte ich nirgends beobachten, obwohl sie zweifellos stattfinden muss. Im Ovar wächst die Ovogonie durch Nahrungsaufnahme ungefähr zur doppelten Grösse heran. Hat die einzelne Ovogonie durch Wachstum eine bestimmte Grösse erreicht, die Verschmelzungsgrösse, so verschmilzt sie zunächst mit einer, im Laufe der Entwicklung aber mit vielen anderen, ebenso grossen Ovogonien vollkommen.

Weitaus der grösste Teil dieser vereinigten Eikerne bildet sich im weiteren Verlaufe der Ovogenese zu Nahrungsdotter um.

Der Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Eiern liegt offenbar hauptsächlich in der grösseren oder geringeren Anzahl verschmelzender Ovogonien. Dadurch aber gestaltet sich sowohl die Menge der dem Embryo zum Aufbau seines Körpers zur Verfügung stehenden Nährstoffe, als auch die Kernplasmarelation im männlichen und weiblichen Ei verschieden. Das weibliche Ei übertrifft das männliche, wie schon Eingangs erwähnt wurde, ungefähr um das Dreifache an Länge und Dicke. Es erhält von Anfang an, und verbraucht naturgemäss ungleich mehr Nähr- und Baumaterial im Laufe seiner Embryonalentwicklung, als das männliche Ei. Diese Tatsache ist nicht im mindesten merkwürdig, nachdem die Weibchen des Dinophilus wohlentwickelte, mit gut differenziertem Darm-, mit Sinnes- und reichlichen Bewegungsorganen ausgestattete Tiere sind, die obendrein das vollkommen rudimentäre, fast aller Organe, mit Ausnahme der Hoden, entbehrende Männchen schon bei ihrer Geburt um das Sechsfache an Länge übertreffen. Nach Korschelt ist die Länge der eben ausgeschlüpften Weibchen 0,23 mm, der Männchen aber nur 0,04 mm.

Die Nahrung, welche die in das Ovarium übergetretenen Ovogonien zu jener kritischen Grösse heranwachsen lässt, nach

deren Erreichung erst die Verschmelzung mit anderen Ovogonien möglich zu sein scheint, ist eine, unzweifelhaft in den Darmzellen bereitete, die Eier umspülende Ernährungsflüssigkeit.

Das, was ich im vorhergehenden als Geschlechtstätigkeit der Weibchen bezeichnet habe, besteht nun im wesentlichen aus folgenden Funktionen:

Bildung und Übertritt der Eikerne in das Ovarium, Wachsen der Ovogonien durch Nahrungsaufnahme, successives Verschmelzen mehrerer Ovogonien zu einer Ovocyte, Ablage der Ovocyten ins Wasser.

Die Reifeerscheinungen vollziehen sich am Ei in der Regel erst nach seiner Ablage, so dass ich mit Boveri und Korschelt das frisch gelegte Ei als Ovocyte I. Ordnung bezeichnen kann.

Dass alle diese Geschlechtstätigkeiten des Weibchens durch Wärme gesteigert und beschleunigt, durch Kälte aber vermindert und verlangsamt werden, geht klar aus den Experimenten hervor.

Das Zustandekommen eines männlichen oder weiblichen Eies hängt aber offenbar hauptsächlich davon ab, wie viele Ovogonien sich zu einer Ovocyte vereinigen.

Für die Verschmelzung der Ovogonien ist ihr vorheriges Wachstum durch Nahrungsaufnahme notwendig.

Diese Nahrung besteht aus dem die Ovogonien im Ovarium umspülenden Gewebssaft.

Findet nun plötzlich eine beträchtliche Vermehrung der Eikeime und damit der Ovogonien statt, so muss notwendigerweise ein gewisses Missverhältnis eintreten zwischen der, von den Darmzellen produzierten, und der, von den schnell wachsenden Ovogonien geforderten, Nahrungsmenge. Die chemischen Prozesse, welche sich bei Umwandlung der gefressenen Nahrung in Nährsaft abspielen, werden ja sicher ebenfalls beschleunigt, aber offenbar nicht in gleich hohem Grade, wie die Geschlechtstätigkeit; auch sind sie abhängig von der Menge des gefressenen Rohstoffes. Jeder Organismus kann aber Nahrung nur bis zu einem gewissen, beschränkten Maße zu gleicher Zeit aufnehmen und verdauen.

Der Darm wird also nicht so viel Nährstoffe liefern können, als die abnorm vermehrten Ovogonien zu ihrem Heranwachsen brauchen. Diese werden nicht alle schnell genug die Verschmelzungsgrösse erreichen können. Es wird immer nur eine

kleine Anzahl zu gleicher Zeit zur Verschmelzung bereit sein. Es treten deshalb häufiger als sonst nur wenige Ovogonien zu einer Ovocyte zusammen und wir erhalten öfter als normal nur ein kleines männliches Ei, anstatt eines grossen, dotterreichen, weiblichen Eies.

Auch Nussbaum ist der Ansicht, dass in den Wärmekulturen seiner Hydatinen viel eher Nahrungsmangel eintritt als in den Kältekulturen. Stoffumsatz, aber auch Legetätigkeit zeigten sich ebenfalls wesentlich beschleunigt.

„Somit muss zur Unterhaltung des eigenen Stoffwechsels bei höherer Temperatur und zur Leistung der vermehrten Eiablage die Nahrung . . . . . eine viel reichere sein, als bei niederer Temperatur. In gleich grossen Aquarien wird in der Wärme gerade bei anfangs gutem Futter weit schneller eine Übervölkerung eintreten, als in der Kälte.“

Der Reiz, durch den die Tiere bewogen werden, ihre Gelege abzusetzen, steigert sich aber ebenfalls durch die Wärme. Die Produktion an Eiern kann damit, nach dem oben gesagten, nicht mehr Schritt halten. Es werden also zwar öfter als sonst Eier abgelegt, aber dafür weniger auf einmal. Die Zahl der Gelege steigt, ihre Grösse nimmt ab.

Die Ursache für die verhältnissmässige Zunahme der männlichen Eier in der Wärme ist also nicht diese Wärme selbst, sondern vielmehr Nahrungsmangel, hervorgerufen durch abnorme Steigerung der Geschlechtstätigeit, gegen welche die Nahrungsproduktion zurückbleibt.

Mit anderen Worten: Die Darmzellen sind nicht imstande, in kurzer Zeit so viel Nahrung zu liefern, als es die plötzlich in grosser Zahl auftretenden Ovogonien verlangen.

Die vorwiegende Bildung männlicher Eier ist also das Resultat eines Missverhältnisses zwischen Darmtätigkeit und Geschlechtstätigkeit

Die in Wärmekulturen so häufig gefundenen Weibchen, deren ganzer Leib so mit Eiern gefüllt war, dass die Mutter daran zu Grunde gehen musste, betrachte ich als Opfer ihrer abnorm gesteigerten Eierproduktion. Wahrscheinlich bewirkt die Wärme auch eine gewisse Lähmung der Muskeln. Der Wurm vermag die so plötzlich gebildeten Eier nicht mehr rasch genug

durch Legen aus dem Körper zu entfernen, so dass zuletzt seine ganze Leibeshöhle zum Platzen damit erfüllt ist. Der Darm wird so zusammengepresst, dass feste Nahrung nicht mehr hindurch gleiten kann, die Wimpern der Wimperringe sind nicht mehr stark genug, um die Last des Körpers vom Flecke zu bewegen und das Tier muss eingehen.

Als Kältewirkungen hatten wir erkannt:

1. Zunahme der weiblichen Eier an Zahl;
2. Abnahme der Gelegegrösse gegen normale Verhältnisse;
3. Rückgang der Geschlechtstätigkeit.

Nach obigen Ausführungen ergibt sich die Erklärung von selbst. Ursache für die Zunahme der weiblichen Eier sind die günstigeren Ernährungs- und damit Wachstumsbedingungen, welche die Ovogonie im Ovarium vorfindet.

Infolge der allgemein herabgeminderten Geschlechtstätigkeit geht die Teilung der Primordialzellen langsamer vor sich, es treten nur verhältnismässig wenig Eikeime in das Ovarium über. Für ihr Heranwachsen ist reichlich Nahrung vorhanden. Da auch die Eiablage nur mit grossen Pausen von statten geht, haben viele Ovogonien Zeit, zu einer Ovocyte zu verschmelzen. Es werden also vorzugsweise grosse, weibliche Eier gebildet.

Wie die Wärme, durch die von ihr ausgeübten, starken Reize, eine gewissermassen überstürzte, so begünstigt die Kälte durch Herabminderung der geschlechtlichen Reize eine, sozusagen, besonders gründliche Eibildung.

Eigentlich sollte man erwarten, dass sich mit der starken Verzögerung der Eiablage die Grösse der Gelege gegen den Normalzustand erhöhen würde. Dies ist nicht der Fall, denn auch die Kältegelege weisen durchschnittlich eine geringere Eierzahl auf als die normalen. Der scheinbare Widerspruch erklärt sich aber leicht, wenn man bedenkt, dass doch nicht nur die Legetätigkeit, sondern auch die Produktion von Eikeimen eingeschränkt ist. Die Ovogonien treten ausserdem meistens zu grösseren weiblichen Eiern zusammen. Die zum Heranwachsen der Ovocyten zur Verfügung stehende Nahrungsmenge, die, zu Dotter umgewandelt, doch im fertigen Ei sich wieder vorfindet reicht natürlich nur für eine geringere Zahl grösserer als kleinerer Eier aus.

Wenn wir das Gesamtresultat dieser Erörterungen jetzt zusammenfassen, ergeben sich folgende Sätze:

Die Verdauungstätigkeit reagiert auf Reize durch die Temperatur nicht in demselben Maße wie die Geschlechtstätigkeit.

Bei der durch die Wärme sehr stark angeregten Eiproduktion steht dem einzelnen Ei nur eine geringe Nahrungsmenge für sein Wachstum zur Verfügung. Es bilden sich also vorwiegend kleine, männliche Eier. Wird die Eiproduktion durch Kälte zurückgedämmt, so steht umgekehrt dem einzelnen Ei mehr Nahrung zur Verfügung. Es bilden sich hauptsächlich grosse, weibliche Eier.

Der geschlechtsbestimmende Faktor bei Dinophilus ist also in letzter Linie nicht die Temperatur, sondern die Ernährung des Eikeimes.

Dass auch dieser Faktor nicht direkt geschlechtsbestimmend wirkt, sondern nur indirekt durch Beeinflussung der Kernplasmarelation, werde ich im dritten Teil dieser Abhandlung näher ausführen.

Sind diese Schlüsse richtig, so muss verschiedene Ernährung des Muttertieres bei gleicher Temperatur zu ähnlichen Resultaten führen. Dem Experimente bieten sich hier insofern Schwierigkeiten, als sich die Nahrung für so kleine Tiere unmöglich dosieren lässt. Eine Überernährung zur Produktion weiblicher Eier ist aber gleichfalls unausführbar. Es bleibt also nur die Möglichkeit, die Einwirkung möglichst absoluten Nahrungsmangels zu kontrollieren.

Im November vorigen Jahres stellte ich derartige Versuche an. Eine grössere Anzahl Weibchen aus einer Zimmerkultur wurde abgesondert und ganz ohne Futter im Zimmer weiter beobachtet. Die Tiere lebten ohne Nahrung vom 11.—28. November. Geringe Futtermengen, wie Diatomeen oder Protozoen werden sie ja wohl auch in den Hungerkulturen gefunden haben. Nach 17 Tagen war auch das letzte Tier Hungers gestorben. Das Ergebnis der Kultur war überraschend. Ich erhielt im ganzen:

Tabelle 11.

Anzahl der Gelege	Darunter		Geschlechtsverhältnis
	♂	♀	♂ : ♀
32	34	60	1 : 1,7

Gegen das Normalverhältnis von 1 : 2,5 ist also eine bedeutende Abnahme der weiblichen und entsprechende verhältnismässige Zunahme der männlichen Eier festzustellen.

Hunger bei normaler Temperatur wirkt also wie erhöhte Temperatur bei normaler Ernährung.

Bei einem zweiten Versuche wurden Weibchen aus einer Kältekultur ohne Futter in ein eigenes Uhrschälchen versetzt und bei 13° weitergezüchtet. Ist die von mir aufgestellte Theorie über geschlechtsbestimmende Ursachen richtig, so müssen sich Kälte und Hunger in ihrer Wirkung auf das Geschlecht gegenseitig aufheben. Bessere Ernährung bei Kälte würde die Bildung weiblicher Eier begünstigen, Hunger dieselbe verhindern.

Die Kultur lebte vom 14. November bis 5. Dezember.

Das Resultat war:

Tabelle 12.

Anzahl der Gelege	Darunter		Geschlechtsverhältnis
	♂	♀	♂ : ♀
6	10	25	1 : 2,5

Durch einen glücklichen Zufall ergab sich hier fast genau die gleiche Verhältniszahl, die ich früher als Geschlechtsverhältnis bei Futter und normaler Temperatur berechnet hatte. Die aufgestellte Forderung, dass Hunger die Kältewirkung paralysieren müsse, ist in verblüffender Weise erfüllt worden.

Zu diesen beiden letzteren Versuchen möchte ich bemerken, dass sie zu einer Zeit angestellt wurden, im Winter vorigen Jahres, in der ich noch keineswegs die Ernährung als geschlechtsbestimmenden Faktor ansah, sondern vielmehr an direkte Einwirkung von Kälte und Wärme zu denken geneigt war.

Im Münchener zoologischen Institut führte zu gleicher Zeit mit mir Issakowitsch ähnliche Versuche mit Daphnien durch. Das von ihm erzielte Resultat scheint mit meinen Ergebnissen in direktem Widerspruch zu stehen. Wärme beförderte bei Simocephalus vetulus Müll. die Geburt von Weibchen, Kälte die Bildung von Männchen und Wintereiern. Aus den Wintereiern kriechen ausnahmslos Weibchen aus. Zunächst geht daraus schon hervor, dass nicht das Geschlecht direkt von der Temperatur

beeinflusst wird, sondern dass es ein anderer Vorgang im Organismus sein muss, auf den Wärme und Kälte einwirken und der dann seinerseits bestimmend für das Geschlecht der Nachkommen wird.

Auch Issakowitsch führt nun diese Resultate auf die Ernährung des Eies zurück, indem er sagt:

„Wenn wir nun annehmen, dass bei niedriger Temperatur die assimilatorische Tätigkeit der Zelle herabgesetzt wird und in Betracht ziehen, dass der Stoffwechsel eines in Entwicklung begriffenen Eikeimes ein viel intensiverer ist, als der aller anderen Zellen des Organismus, so müssen wir daraus schliessen, dass bei niedriger Temperatur die Ernährung des Eies eine sehr ungünstige ist . . . . . und müssen erwarten, dass ein Winterei, oder die wegen ihrer kleinen Grösse und Kurzlebigkeit zur Entwicklung weniger Nährstoffe bedürfenden männlichen Tiere im nächsten Wurf abgesetzt werden . . . . Wenn die Ernährung des mütterlichen Organismus so weit gesunken ist, dass er nicht mehr imstande ist, dem Ei zu seiner Entwicklung zum Weibchen genügende Nährstoffe zu bieten, — so entwickelt sich das anspruchslosere Männchen daraus. Sinkt die Ernährung des Muttertieres noch tiefer, ist es nicht mehr fähig, das Ei wenigstens zum männlichen Tiere zu entwickeln, so tritt eine grosse Anzahl primärer Eizellen zusammen, um auf Kosten der ganzen Menge ein einziges, befruchtungsbedürftiges Winterei zu bilden.“

Die Bildung dieses Wintereies geht nun ganz ähnlich vor sich, wie die Eibildung bei Dinophilus. Aus dem Winterei entwickelt sich aber, ebenso wie aus den dotterreichen Dinophilus-Eiern, stets ein Weibchen.

Auch bei Simocephalus ist also die Ausbildung des Geschlechtes nur eine sekundäre Erscheinung gegenüber der primär, durch die Temperatur veranlassten besseren oder schlechteren Ernährung des Eies. Dasselbe ist nach meinen Untersuchungen der Fall bei Dinophilus. Nur wird bei diesem die absolut bessere Ernährung des Eies durch die Kälte verursacht, was ja auch beim Winterei der Daphnie der Fall ist und zwar insofern, als bei der bedeutend verzögerten Eibildung und Eiablage die vorhandene, vielleicht an und für sich geringere Nahrungsmenge, auf weniger Esser verteilt wird und die Ovogonien mehr Zeit gewinnen, zu wachsen und miteinander zu verschmelzen. Die

Folge davon ist aber die Entstehung weiblicher Eier bei Kälteeinwirkung.

In der Wärme dagegen trifft bei der ausserordentlich beschleunigten Produktion von Eikeimen eine geringere Menge Nährmaterial auf die einzelne Ovogonie. Obwohl also nur eine ungenügende Anzahl auf einmal herangewachsen sein kann, werden die schon zu Ovocyten verschmolzenen Ovogonien doch häufiger abgelegt und wir erhalten das kleinere, männliche Ei. Der Mangel der parthenogenetischen Eier verhindert, die Verhältnisse von Dinophilus vollkommen mit denen der Daphnoiden zu parallelisieren.

Für Dinophilus und Simocephalus lässt sich daher vorläufig der Satz aufstellen:

Das Geschlecht der Nachkommen hängt in erster Linie ab von der Nahrungsaufnahme der sich bildenden Ovocyten im mütterlichen Leibe. Die Nahrungsaufnahme aber kann günstig oder ungünstig durch die äussere Temperatur beeinflusst werden.

II. Teil.

Ovogenese.

Die direkte Beobachtung lehrt, dass die Eier des Dinophilus bereits im mütterlichen Leibe geschlechtlich differenziert sind. Im Ovarium zeigen die fertig gebildeten Ovocyten schon die gleichen Grössenunterschiede, wie sie früher von mir angegeben wurden. Um die Ursachen dieser Differenzierung klar zu stellen, war es deshalb unbedingt notwendig, die Vorgänge der Ovogenese zu erforschen.

Als geeignetste Präparations-Methode erwies sich die Fixierung der Weibchen mit Prikrinessigsäure, Stückfärbung mit Borax-Karmin und Schnittfärbung mit Delafields Hämatoxylin.

Die von Korschelt angegebene Fixierung mit Osmiumsäure oder mit 1—2 %iger Chromsäurelösung und nachfolgende Färbung mit Weigertschem Pikrokarmin und Alaunkarmin ergab weniger gute Resultate.

An Fixierungsflüssigkeiten versuchte ich noch Sublimat, Sublimateisessig und Flemmingsche Lösung, an Färbungsmitteln Safranin, Eosin und Beales Karmin, doch bewährte sich keine

Methode so gut, wie die erst angeführte, die ausserdem noch den Vorzug grösster Einfachheit hat.

Die Untersuchungen mussten ausnahmslos an Schnitten gemacht werden, weil die Menge der über- und nebeneinander im Ovarium liegenden Eikerne auch bei jungen Tieren das Erkennen der einzelnen Ovogonie zu sehr erschwert. Korschelt weist darauf hin, dass die Herstellung der Schnittpräparate durch die grosse Zartheit der Körper- und Darmwandung sehr erschwert wird. Ich kann diese Angabe nur vollauf bestätigen. Erst nach längerer Übung und bei Anwendung der grössten Sorgfalt gelang es mir, brauchbare Dünnschnitte zu erzielen. Die Einbettung erfolgte durchgehends in Paraffin, die meistens angewandte Schnittdicke betrug 7 μ. Je mehr Dotter die Ovocyten enthalten, um so schwieriger erweist sich das Schneiden. Fertige Ovocyten oder abgelegte Eier in wirklich tadellose Schnitte zu zerlegen, ist nahezu unmöglich, weil die Dottermasse fast stets wenigstens feine Risse erhält.

Ich hatte ursprünglich die Absicht, auch die Reifungs- und ersten Furchungsvorgänge klar zu stellen. Bei der absoluten Undurchsichtigkeit der abgelegten Eier ist es aber reiner Zufall, wenn sich in einer Schnittserie die Chromatinverhältnisse gut erkennen lassen. Ich habe viele Hunderte von Tieren und Gelegen geschnitten und erhielt auch die hauptsächlichsten Entwicklungsstadien. Die geringe Anzahl brauchbarer Präparate und der Mangel an frischem Material machen jedoch erneute Untersuchungen nötig. Ich werde deshalb nachstehend die Ovogenese nur soweit verfolgen, bis das Geschlecht der Ovocyte sicher festgestellt ist. Um die Bezeichnung der Ovarialeier als Ovocyten erster Ordnung zu rechtfertigen, möchte ich nur noch beifügen, dass die Abschnürung zweier Polkörper erst in den abgelegten männlichen und weiblichen Eiern erfolgt. Ein einziges Mal fand ich in einem Ovarialei eine Richtungsspindel.

Dass die kleinen Eier bei Dinophilus stets Männchen, die grossen stets Weibchen liefern, kann man sicher erkennen an solchen Gelegen, deren Embryonen kurz vor dem Ausschlüpfen stehen. Schon bei schwacher Vergrösserung sieht man in den grossen Eiern die rot leuchtenden Augenflecke der Weibchen. Bei mittlerer Vergrösserung erkennt man in den, besonders bei geöffneter Blende, lebhaft rotierenden Embryonen ohne Mühe

und ohne den geringsten Zweifel die voll ausgebildeten, mit Darm und Augen versehenen Weibchen, oder die rudimentären, darm- und augenlosen Männchen.

Es ist mir so wenig wie Korschelt gelungen, eine Begattung zu beobachten. Dass die Befruchtung aber keinen Einfluss auf die Geschlechtsbestimmung hat, kann ich mit Sicherheit angeben. Niemals entdeckte ich in den Weibchen Spermatozoen. Das Geschlecht der Eier ist aber schon in der noch im Mutterleibe befindlichen Ovocyte durch ihre Grösse unzweifelhaft bestimmt und fixiert. In weiblichen abgelegten und reifenden Eiern gelang es mir mehrmals, den Spermakern zu finden. Männliche Eier habe ich daraufhin nicht untersucht.

Männliche und weibliche Eier bilden aber zwei Polkörper.

Die Angaben Korschelts über die Lage des Ovariums kann ich bestätigen. Es liegt als unpaares Organ „unterhalb des Nahrungskanals, da, wo sich der Darm vom Magen absetzt" (Fig. 2). Mit zunehmender Masse der Eier dehnt sich der Ovarialsack rechts und links vom Darm in dorsaler Richtung aus. Auf einem Frontalschnitt muss er dann zu beiden Seiten des Darms liegen und paarig erscheinen. Die Zahl der Eier kann in einem älteren Weibchen so gross werden, dass der ganze Leibesraum davon erfüllt ist, der Darm aber nach oben gegen die Körperwand gedrängt und bis zur Unsichtbarkeit zusammengepresst wird.

Die Urgeschlechtszellen liegen zwischen den grossen Zellen, aus denen sich das Darmepithel zusammensetzt. Die Kerne beider Zellarten gleichen einander vollkommen. Es sind runde Bläschen mit chromatischem Nucleolus. Bei etwas älteren Weibchen fallen die Kerne einzelner Darmzellen durch ihre Grösse und besonders die Grösse ihres Nucleolus auf (Fig. 1 u. 2). Sie liegen an der äusseren Peripherie meistens in einer Ecke der Zelle und sind umgeben von einem körnigen, stark färbbaren Protoplasma. Die Zellen mit diesen Kernen möchte ich für die Urgeschlechtszellen erklären. Auch Korschelt sagt, es schiene ihm, „als ob die Eier aus dem Epithel des Darmkanals hervorgingen." Wie diese Zellen aus der Darmwand heraus in das Ovar gelangen, kann ich nicht mit völliger Bestimmtheit angeben. Das Bild auf Fig. 1 lässt mich die Vermutung aussprechen, dass

sie aktiv beweglich auswandern. Die vier Kerne a und b zeigen im Gegensatz zu den übrigen, noch im Epithel ruhenden, eine längliche Form. Die drei Kerne b machen entschieden den Eindruck der Fortbewegung in der Richtung auf das Ovar. Amöboide Fortsätze des Plasmas konnte ich nicht erkennen. Da es mir jedoch nicht gelungen ist, weitere Präparate zu erhalten, die auf derartige Vorgänge schliessen liessen, kann ich die Frage des Austrittes der Ureizellen aus dem Darmepithel leider nicht entscheiden.

Auf den Umstand, dass auf Fig. 1 der scheinbare Eintritt der Ureizellen in das Ovar am vorderen Ende erfolgt, während die jüngsten Ovogonien stets im hinteren Ende liegen (Fig. 2), möchte ich keinen Wert legen, nachdem z. B. auch bei Daphnien die sich bildenden Eier im Ovar zuerst vorwärts und dann wieder rückwärts wandern. In allen meinen übrigen Präparaten zeigt sich die Darmwand völlig unverletzt, und unter dem Darm das Ovar mit mehr oder weniger zahlreichen Ovogonien.

Das Ovar ist umgeben von einer sehr feinen strukturlosen Membran. Dieselbe nimmt, wie Fig. 2 deutlich erkennen lässt, ihren Ursprung von der Darmwand. Ich halte sie für das Darmfaserblatt, das durch die Ansammlung der Eier vom Darmepithel abgehoben wird und so eine Hülle um das Ovar bildet. Das Lumen dieses, vom Ovarialepithel begrenzten Raumes, wird ausser vom Ovarium noch von einer, mit Ernährungsflüssigkeit erfüllten, Lakune eingenommen. Die Flüssigkeit wird zweifellos von den Darmzellen ausgeschieden, umspült die Ovogonien und liefert ihnen die zum weiteren Wachstum nötigen Nährstoffe. Im Präparate wird diese geronnene Flüssigkeit deutlich durch ihre gelbliche Färbung (Fig. 2).

Die Urgeschlechtszellen vermehren sich jedenfalls durch Teilung. Ich konnte jedoch auch mit meinen stärksten Vergrösserungen, Leitz 2 mm Apochromat und Comp.-Oc. 4—8 niemals Teilungsfiguren beobachten. Die ausserordentliche Kleinheit dieser Zellen erschwert überhaupt die Beobachtung ungemein.

Fig. 2 zeigt uns deutlich, wie die Ovogonien und ihre, nunmehr als Keimbläschen zu bezeichnenden Kerne, vom hinteren gegen das vordere Ende des Ovars stetig an Grösse zunehmen. Ihr Protoplasma nimmt immer mehr eine granulierte Beschaffenheit an. Besonders an der Aussenseite des Keimbläschens, in

der Regel jedoch auch an seiner Innenwand, pflegt sich eine Schichte kleiner, intensiv färbbarer Körnchen vorzufinden. Mit dem zunehmenden Alter und Wachstum der Ovogonie steigt auch die Färbbarkeit stetig. Bei der Doppelfärbung mit Borax-Karmin und Delafields Hämatoxylin erscheinen sie in früheren Stadien winzig klein und zart rot, später grösser, intensiv rot, bis in den älteren Stadien dunkelblaue Färbung eintritt. Ich betrachte diese Körnchen als Stoffwechselprodukte oder vielmehr Reservestoffe der Zelle, nach Verschmelzung mehrerer Ovogonien untermischt mit aufgelösten oder verteilten trophochromatischen Bestandteilen.

Hat die Ovogonie dergestalt durch Nahrungsaufnahme eine bestimmte Grösse, „die Verschmelzungsgrösse", erreicht, so verschmelzen zunächst zwei benachbarte miteinander. Fig. 3—6 zeigen uns, wie zuerst die Protoplasmaleiber sich vereinigen (Fig. 6). Im Innern der neuen Zelle befinden sich noch zwei Keimbläschen. Diese legen sich nun dicht aneinander, und die Kernmembranen lösen sich auf. Fig. 3 zeigt dieses Stadium. In Fig. 4 endlich sehen wir, wie auch die Nucleolen sich vereinigen. Kurz nach der Vereinigung lässt der neue Nucleolus noch deutlich seine Entstehung aus zweien erkennen (Fig. 4a). Allmählich wird er dann oval (Fig. 4b), um endlich wieder in die normale, runde Form zurückzukehren (Fig. 4c). Derartige vergrösserte Nucleolen enthalten stets eine oder mehrere Vakuolen von wechselnder Grösse (Fig. 4e).

In einer 1896 erschienenen Arbeit von Doflein sind ganz ähnliche Vorgänge bei der Eibildung von Tubularia beschrieben. Die von ihm gegebenen Bilder zeigen eine merkwürdige Ähnlichkeit mit den meinigen. Auch hier entsteht das Ei durch Verschmelzung einer Anzahl von Keimzellen. Im Verlaufe der regressiven Metamorphose, die die Kerne der Nährzellen (Pseudozellen) während ihrer Aufnahme in die entstehende Ovocyte durchzumachen haben, sollen sie sich aber noch ein- oder mehreremal amitotisch teilen. Dieser Vorgang führt zu Bildern, welche den von mir in Fig. 4 gegebenen und als Verschmelzungsstadien gedeuteten fast vollkommen gleichen. Ich möchte jedoch für Dinophilus meine Deutung vorläufig doch aufrecht erhalten und zwar aus folgenden Gründen: erstens ist die Zahl der Keimzellen im Ovar eines älteren Weibchens stets bedeutend geringer

als in dem eines jüngeren; zweitens übertreffen sowohl Keimzellen als Nucleolen der degenerierenden Nährzellen die Zellen früherer Stadien bedeutend an Grösse. Da meine Bilder alle mit gleicher Vergrösserung gezeichnet sind, erlauben Fig. 2, 4 u. 5 einen direkten Vergleich. Ich stehe nicht an, zu bekennen, dass meine Auffassung manche theoretische Schwierigkeiten bietet, weshalb ich auch die endgültige Entscheidung zukünftigen Untersuchungen vorbehalten möchte.

Durch Verschmelzung mit immer neuen Ovogonien wächst nun die Eizelle sehr rasch. Fig. 5 lässt erkennen, wie sich die Ovogonien kugelförmig, auf dem Schnitt natürlich kreisförmig, um eine, schon sehr bedeutend herangewachsene Ovogonie legen.

Auf dem hier abgebildeten Stadium kann man die zentral gelegene Zelle (Fig. 5 E Z) schon als Eizelle, dadurch charakterisiert, dass ihr bläschenförmiger Kern zum künftigen Eikern wird, von den umgebenden Nährzellen (Fig. 5 N Z), die ihr Keimbläschen aufgelöst und ihr Chromatin in Form eines sehr grossen Nucleolus vereinigt haben, unterscheiden. Es handelt sich also bei der Ovocytenbildung um zwei Arten von Wachstum und zwar, bis zur Verschmelzungsgrösse, um Volumenzunahme der Ovogonie durch Ernährung, dann aber um Vergrösserung durch Verschmelzung von Ovogonien. Das nunmehrige Keimbläschen wächst, während die aufgenommenen Nährzellen sich in der werdenden Ovocyte auflösen, zu jener beträchtlichen Grösse heran, die diese Kerne durchgehends auszeichnet (Fig. 8 u. 9). Äusserst komplizierte und interessante Prozesse spielen sich in diesem Stadium der Dotterbildung und endgültigen Fertigstellung der Ovocyte ab. Näher auf sie einzugehen, muss ich mir für spätere Zeit vorbehalten, weil meine diesbezüglichen Untersuchungen noch nicht zum Abschluss gelangt sind.

Hat die Ovocyte, oder besser gesagt, Ovogonie, die zur Verfügung stehenden Nährzellen aufgenommen, so bildet sich auf der Aussenseite eine Dotterhaut (Fig. 7), mit deren Fertigstellung die nunmehrige Ovocyte ihre definitive Grösse erreicht hat.

Erst in diesem Augenblicke, jetzt aber auch endgültig und unwiderruflich, ist das geschlechtliche Schicksal des künftigen Eies entschieden.

Der Grund für diese geschlechtliche Differenzierung scheint mir in erster Linie darin zu liegen, dass die Ovocyte eine erbliche,

in gewissen Grenzen festgelegte, Grösse erreicht hat, dass ihr eine bestimmte Masse von Nähr- und Bildungsmaterial zugewiesen ist, die ein Ei in den Stand setzt, ein weibliches Individuum zu bilden, während das andere nur zum Aufbau eines rudimentären Männchens genügt.

Nach den neuesten Forschungen R. Hertwigs ist es ja sehr wahrscheinlich, dass die verschiedene Gestaltung der Kernplasmarelation der Faktor ist, der im reifen Ei bestimmend wirkt und die Furchung und Embryonalentwicklung beherrscht. Das verschiedene Verhältnis von Kernmasse zu Plasmamasse wird aber doch wohl in erster Instanz dadurch herbeigeführt, dass sich zu der, in beiden Eiern gleichen, Kernmasse im weiblichen Ei eine grössere Menge Protoplasma fügt als im männlichen. In der von ihm angewandten Formel möchte ich das Verhältnis bezeichnen als: $♂ : ♀ = \frac{k}{p} : \frac{k}{x \cdot p}$.

Die naturgemäss sich anschliessenden Fragen müssen sein:

1. Welche Ovogonien werden zur Eizelle, welche zu Nährzellen?
2. Wie viele Ovogonien sind nötig zur Bildung eines männlichen, wie viele zu der eines weiblichen Eies?
3. Wodurch wird die Zahl der verschmelzenden Ovogonien begrenzt? Warum bilden sich nicht ausschliesslich männliche oder weibliche Eier?

Zur Beantwortung der ersten Frage:

Die im Ovar vorhandenen Ovogonien zeigen, kurz vor sie verschmelzen, nicht den geringsten erkennbaren Unterschied. Ob nicht in der Struktur oder chemischen Zusammensetzung des Chromatins oder des Protoplasmas doch gewisse Unterschiede bestehen, vermag ich nicht zu unterscheiden. Zum künftigen Keimbläschen wird, nach meiner Ansicht, diejenige Ovogonie, die zuerst die Verschmelzungsgrösse erreichte und dadurch einen, wenn auch noch so geringen Vorsprung vor ihren Genossen erhielt.

Sie hat damit ein Übergewicht, dass sie befähigt, die umliegenden Ovogonien aufzunehmen und zur Umwandlung in Deutoplasma zu veranlassen. Inwieweit bei der Umbildung der Ovogonien zu Nährzellen durch Hunger oder Temperatur veranlasste „Depressionszustände“ mitwirken, kann ich vorläufig nicht entscheiden. Zur Klärung dieser Frage sind erneute Untersuchungen notwendig.

Zur zweiten Frage:

Dass nicht eine bestimmte Anzahl Ovogonien erblich oder auf andere Weise fixiert sein kann, um ein Ei zu bilden, geht schon aus der, in immerhin nicht unbeträchtlichem Grade schwankenden Grösse der Eier hervor. (Vergl. die angegebenen Maße auf S. 2.) Es ist leider unmöglich, eine auch nur annähernd genaue Zahl anzugeben, weil die zuerst vereinigten Nährzellen schon in voller Auflösung begriffen und nicht mehr einzeln unterscheidbar sind, während noch immer neue in den Verschmelzungsprozess mit einbezogen werden. Die Verschmelzung der Ovogonien schreitet eben solange weiter, als Material vorhanden ist. Und damit komme ich zur Beantwortung der dritten und wichtigsten Frage, wodurch die Zahl der verschmelzenden Ovogonien begrenzt, warum ein Ei weiblich, das andere männlich wird.

Eine hierfür wichtige Beobachtung muss ich noch einfügen. In bezug auf die Ausnützung des im Ovar vorhandenen Raumes durch die Ovocyten zeigt sich als fast ausnahmslose Regel, dass die Mitte des Hohlraumes von den grossen weiblichen Eiern eingenommen wird, während die kleinen männlichen an der Peripherie oder in den äussersten Ecken Platz zu finden pflegen. Nach dem vorher Gesagten stelle ich mir nun den ganzen Vorgang folgendermassen vor: Eine gewisse Anzahl der in grosser Menge zu gleicher Zeit vorhandenen Ovogonien erreicht auch gleichzeitig die Verschmelzungsgrösse und damit die Fähigkeit, ihre, in der Entwicklung noch rückständigen, umliegenden Genossen zu beeinflussen und zur Vereinigung mit sich zu nötigen. Je kräftiger nun z. B. die Ovogonie A ist oder je grösser ihr Vorsprung in der Entwicklung ist, desto mehr Ovogonien wird sie ihrer Einflusssphäre zu unterwerfen vermögen und mit sich vereinigen. Eine, in gewisser Entfernung davon liegende zweite Ovogonie B ist vielleicht zwar weiter entwickelt als ihre direkten Nachbarn, aber doch um eine Kleinigkeit im Rückstand gegen A. Auch sie macht nach vollendeter Reife ihren Einfluss geltend auf ihre Umgebung. Da aber ihre Nachbarin A schon einen grossen Teil des vorhandenen Materials für ihren eigenen Aufbau an sich gerissen hat, findet B nur mehr weniger Ovogonien zur Vergrösserung vor und muss deshalb im Endresultat etwas kleiner bleiben als A. Es entsteht aus ihr zwar noch ein weibliches Ei, aber ein etwas kleineres.

Aus den Überresten des gesamten, zu einer gewissen Zeit vorhandenen Bildungsmaterials nun, entstehen die kleinen, männlichen Eier. Die Ursache für ihre Bildung kann zweierlei sein: Entweder ist die Ovogonie, welche ihr Keimbläschen bildet, mit ihrer individuellen Entwicklung so weit im Rückstand geblieben, dass das vorhandene Material an Nährzellen beim Eintritt ihrer Reife schon grösstenteils von den anderen Eizellen aufgebraucht und assimiliert war, dass für sie also nur mehr ein geringer Teil übrig blieb, oder aber sie ist durch ihre ungünstige Lage im Eierstock an ihrer Vergrösserung behindert. Auf diesen letzteren Fall deutet die Beobachtung hin, dass die männlichen Eier meistens an der Peripherie oder in den Ecken liegen.

Während die im Zentrum gelegenen Ovogonien auf allen Seiten von Nährzellen umgeben sind, sind die an der Wand des Ovars oder nahe von ihm gelegenen natürlich im Nachteil, weil sie peripher von sich nur mehr wenig oder kein Material zur Verfügung haben. Den Einwand, dass diese peripheren Ovogonien ja direkt vom Gewebssaft umspült und so noch günstiger ernährt werden als die zentralen, weise ich insofern zurück, als ja, wie schon früher erwähnt wurde, zwei Wachstumsstadien und -arten unterschieden werden müssen und in dem zweiten Stadium das Wachstum der Ovocyte nicht mehr durch Aufnahme von Ernährungsflüssigkeit, sondern durch Verschmelzung mit Nährzellen erfolgt. Die verschiedene Beeinflussung der Ernährung durch die Temperatur wurde schon früher eingehend besprochen.

Schon Korschelt hat nun beobachtet, und ich kann ihm nur beistimmen, dass bei Dinophilus auch im geschlechtsreifen Weibchen die Bildung der Urgeschlechtszellen im Darmepithel und damit der Ovogonien im Ovarium ihren Fortgang nimmt. Ist im Ovar eine genügende Anzahl erwachsener Ovocyten vorhanden, nach meinen Beobachtungen durchschnittlich fünf bis sechs weibliche und zwei bis drei männliche, so werden sie abgelegt und im Ovarium gibt es Platz für neue.

Als pathologische Erscheinung habe ich im ersten Teil dieser Arbeit bereits das Vorkommen von Weibchen erwähnt, deren ganzer Leib so mit Eiern gefüllt ist, dass sie unfähig zur Bewegung und Nahrungsaufnahme sind. Ihre Hautmuskulatur

kann sich infolge der starken Ausdehnung der Körperwand nicht mehr genügend kontrahieren, um die Eier auszustossen und sie müssen zugrunde gehen.

III. Teil.

Gegenwärtiger Stand der Frage nach den geschlechtsbestimmenden Einflüssen.

Die Frage nach den geschlechtsbestimmenden Einflüssen hat, so lange es denkende Menschen gibt, die Geister beschäftigt. Schon die ungeheure praktische Tragweite, die ihre Lösung sowohl für die einzelne menschliche Familie, wie für den Landwirt und Tierzüchter haben würde, liess von Alters her zahlreiche mehr oder weniger geistreiche Theorien entstehen. Leider aber grösstenteils nur Theorien! Tatsächliche Grundlage erhielten sie, wenigstens in den letzten Dezennien, meist durch teilweise umfangreiches, statistisches Material, das an Menschen oder Haustieren gewonnen wurde. Auf statistischem Wege lässt sich aber ein Vorgang, der notwendigerweise seinen Ursprung im ersten Anfang der Ontogenie nehmen muss, sicher nicht aufklären. Wie die menschliche Anatomie ein festes Fundament erst durch die zoologischen Forschungsergebnisse an den niederen Wirbeltieren, erst auf Grund von Darwins unsterblicher Deszendenztheorie erhalten konnte, so muss getrachtet werden, dem Geschlechtsproblem durch allmähliche Erkenntnis der Art näher zu treten, in der sich die geschlechtlichen Vorgänge bei niederen Organismen entwickelt haben. Im höher organisierten Tier- und auch Pflanzenkörper müssen naturgemäss die Wechselbeziehungen verschiedenster Art, zwischen Körper und Aussenwelt, wie zwischen den einzelnen Organsystemen im Körper selbst, zu kompliziert sein, um sich kurzerhand und ohne Kenntnis der herrschenden Grundgesetze erkennen und entscheiden zu lassen.

In der Tat hat auch noch keiner der an höheren Tieren oder an diöcischen Pflanzen angestellten Versuche zu allgemein anerkannten Resultaten geführt.

Strassburger stellte mit sehr grossem Material Versuche an den diöcischen Pflanzen Melandrium album und rubrum an. Es wurde die Einwirkung der Ernährung, des Lichtes oder Schattens, der Temperatur, verschiedenen Alters von Samen und

Pollen äusserst gewissenhaft und in jahrelangen Versuchen erprobt, ohne dass sich eine Änderung des Geschlechtsverhältnisses hätte erzielen lassen. Heyer kam bezüglich der Temperatureinwirkung und Bodenart auf Mercurialis annua zum selben Resultat.

Von Haberlandt, Fisch, Strassburger und anderen mit Hanf (Cannabis sativa) angestellte Experimente führten gleichfalls zu negativem Resultat.

Strassburger kommt denn auch, bei Zusammenfassung aller an diöcischen Pflanzen erzielten Ergebnisse zur Ansicht, dass das Geschlecht dieser Pflanzen „durch die Einflüsse, welche sich während der Entstehung und Entwicklung auf sie geltend machen, nicht beeinflusst wird" und zieht die weitere Folgerung, dass schon in der embryonalen Substanz über das Geschlecht entschieden sei.

Alle über die Geschlechtsverhältnisse bei Wirbeltieren vorliegenden Angaben, die sich in erster Linie auf statistisches Zahlenmaterial über Haustiere und Menschen stützen, wurden von Lenhossék kritisch zusammengestellt. Das Resultat geht dahin, dass eine Einwirkung auf das Geschlecht weder durch den Ernährungszustand, noch das Alter der Eltern oder andere Einflüsse erkennbar ist.

Pflüger, Born und Jung haben an Fröschen, Oskar Schultze an weissen Mäusen Versuche vorgenommen. Auch sie führten zur Leugnung eines Einflusses der Ernährung auf Geschlechtsbildung.

Wesentlich günstiger gestalten sich die Versuche an monoclinen oder monöcischen Pflanzen und an niederen Tieren.

G. Klebs gelang es durch Kultivierung in verdünnter Luft die sonst hermaphrodite Alge Vaucheria repens zur alleinigen Ausbildung männlicher Geschlechtsorgane zu nötigen.

Nach Prantl ist Stickstoffmangel oder durch dichte Aussaat bewirkter Nahrungsmangel imstande, die Prothallien der Farne Osmunda regalis und Ceratopteris thalictroides zur Unterdrückung der Archegonien und ausschliesslicher oder doch vorwiegender Antheridienbildung zu veranlassen.

Gleiche Ergebnisse erzielte Buchtien an Equisetaceen durch dichte oder dünne Aussaat, durch Kultivierung auf schlechtem oder gutem Nährboden.

Sogar an der Maispflanze konnte O. Schultze durch Beobachtung in verschiedenen Gegenden und durch Zucht im eigenen Garten feststellen, dass sie bei dünner Aussaat, reichlicher Ernährung und freiem Zutritt des Sonnenlichtes vorwiegend die grossen, weiblichen Kolben, bei dichter Aussaat, schlechter Ernährung und Mangel an Sonne hauptsächlich die männlichen Rispen ausbildet.

Für niedere Tiere liegen nur wenige Versuche vor.

Beim Süsswasserpolypen Hydra fand Nussbaum, dass gutes und reichliches Futter die Entstehung der Eier, mangelhafte Ernährung die Entstehung der Hoden begünstige, jedoch ist dieses Ergebnis noch nicht genügend sichergestellt.

Mit dem Rädertiere Hydatina senta hat zuerst Maupas, dann Nussbaum experimentiert. Das Tier ist gonochoristisch. Es hat die von beiden Forschern bestätigten Eigentümlichkeiten, dass es erstens drei Arten von Eiern produziert und zwar grössere weibliche und kleinere männliche Sommereier, ausserdem noch grosse Winter- oder Dauereier. Letztere bedürfen zu ihrer Entwicklung der Befruchtung, erstere sind parthenogenetisch. Zweitens vermag ein Weibchen stets nur Eier von einer der drei Arten zu legen.

Aus einem Ei geht also ein Weibchen hervor, das nur männliche oder nur weibliche oder nur Dauereier produziert. Maupas glaubt, dass der spätere Charakter des Weibchens schon in diesem Ei definitiv bestimmt und also das Geschlecht der Enkelgeneration schon im Ovar der Grossmutter entschieden sei. Er sagt hierüber:

„C'est bien au moment où chaque oeuf se différencie dans l'ovaire, en commençant son développement que l'état de pondeuse d'oeufs femelles ou de pondeuse d'oeufs mâles apparait et se fixe d'une façon définitive."

Eine Beeinflussung des Geschlechtes der Enkelgeneration erzielte er durch Einwirkung verschiedener Temperatur auf die Grossmutter, und zwar ergab Kälte weibliche, Wärme männliche Eier. Wie bei Dinophilus sind auch bei Hydatina die weiblichen Sommereier grösser und dotterreicher.

Nussbaum hat meiner Ansicht nach überzeugend nachgewiesen, dass nicht die Temperatur, sondern die, durch Kälte günstiger, durch Wärme ungünstiger gestalteten Ernährungs-

verhältnisse geschlechtsbestimmenden Einfluss ausübten. Er selbst hat mit dem gleichen Objekt wie Maupas sehr eingehende und genaue Versuche angestellt und seine Vermutung vollständig bestätigt gefunden. Gleichzeitig weist er nach, dass das Geschlecht der Enkel nicht schon im Ovarium der Grossmutter, sondern erst während der ersten Eibildungsstadien in der Mutter bestimmt wird. Nach einer Reihe eigens hierzu angestellter Versuche ergab sich, „dass die Umstände, unter denen die Eier ausgebrütet und weitergezüchtet werden, und nicht die Bedingungen, unter denen sie gelegt wurden, massgebend für das Gelege der aus den auskriechenden Embryonen heranwachsenden Weibchen werden."

Sehr interessant für unser Problem ist Nussbaums Angabe, dass in einem Aquarium Weibchen, die männliche Eier legten, auftraten, wenn die Zahl der Weibchen durch steten Nachwuchs stieg. Wurde die Anzahl der Weibchen in einem Aquarium aber rechtzeitig durch Teilung vermindert, so konnte das Erscheinen von Männchen verhindert werden.

Das Endresultat dieser Versuche ist übereinstimmend mit dem von mir an Dinophilus erzielten:

„Bei Hydatina senta bestimmt während einer gewissen Entwicklungsphase die Ernährung das Geschlecht des ganzen Geleges eines jeden jungfräulichen Weibchens. Wird das auskriechende Weibchen bis zur Reifung seines ersten Eies gut ernährt, so legt es nur weibliche Eier; wird es bis zur Geschlechtsreife mangelhaft ernährt, so legt es nur männliche Eier. Vor und nach dieser Periode hat die Ernährung auf das Geschlecht keinen Einfluss."

Die Versuche von Issakowitsch an Simocephalus vetulus (Müll.) wurden schon im I. Teil besprochen.

Eine sehr eingehende, kritische Besprechung aller auf unsere Fragen bezüglichen Tatsachen und Hypothesen verdanken wir Cuénot. Das Resultat ist folgendes:

Während bei Blattläusen und Phylloxera nach den Untersuchungen von Kyber und Balbiani gute Ernährung der Mutter parthenogenetische Weibchen, schlechte Ernährung gonochoristische Generationen hervorrief, haben sich die von Landois, Giard, Mary Treat und anderen an Schmetterlingsraupen erzielten Ergebnisse nicht aufrecht erhalten lassen. Eigene Versuche

Cuénots an Fliegenlarven ergaben keine Beeinflussung des Geschlechtes durch die Ernährung.

Soviel ist also sicher, dass die Geschlechtsbestimmung bei all diesen Tieren schon sehr früh, wahrscheinlich im Ei, getroffen ist.

Das klassische Beispiel der Biene, deren befruchtete Eier Weibchen, die unbefruchteten Männchen liefern, zeigt, dass in manchen Fällen das Spermatozoon Einfluss gewinnt.

Beobachtungen und Experimente an Patella von Gemmil, an Cymatogaster aggregatus von Eigenmann, an Fröschen von Cuénot und den schon früher zitierten Autoren ergaben negative Resultate.

Mit Bezug auf Tiere mit obligatorischer Befruchtung sagt denn auch Cuénot resigniert: „il est donc évident que le déterminisme est sous la puissance de facteurs internes, dont nous n'avons pas la moindre idée."

Wenn der jetzige Stand unserer Kenntnisse diese Resignation auch rechtfertigt, so ist doch kein Grund vorhanden, um an der Lösung des Problems überhaupt zu verzweifeln. Hat schon Boveris bedeutsame Entdeckung von Unterschieden in den Chromatinverhältnissen der Geschlechts- und Körperzellen bei Ascaris megalocephala bewiesen, dass auf dem Gebiete der Zellenlehre noch manches Dunkel erhellt werden kann, so ist eine Beobachtung der allerletzten Zeit wohl geeignet, nicht nur über die Verhältnisse in der Zelle überhaupt ganz neues Licht zu verbreiten, sondern auch das Geschlechtsproblem in neue Bahnen zu weisen.

Ich meine R. Hertwigs Theorie der „Kernplasmarelation", die er mit Bezug auf das Geschlechtsproblem zum ersten Male ausführlicher vor der 15. Jahresversammlung der Deutschen zoologischen Gesellschaft in Breslau im Juni 1905 entwickelte.

Er konnte in diesem Vortrage schon meine Resultate und die von Issakowitsch erzielten benützen. Hertwig denkt an eine direkte Beeinflussung der Geschlechtszellen durch die Temperatur und weicht in diesem Punkte von meiner Anschauung ab. Dagegen stimme ich seiner Ansicht insoweit bei, als er die Verschiedenheit des Geschlechtes auf eine Veränderung der Kernplasmarelation im Ei zurückführt. Er sagt selbst an anderer Stelle mit Bezug auf die Eier des Dinophilus: „Nach allem, was

wir über die Befruchtung wissen, müssen die Kerne dieser Kleineier ebenso gross sein, wie die der Grosseier; die verschiedene Grösse der Eier muss daher in ganz energischer Weise die Kernplasmarelation und damit das Geschlecht beeinflussen."

Dem stimme ich vollkommen zu. Im vorhergehenden habe ich jedoch bewiesen, dass eben die Grösse dieser Eier von ihrer verschiedenen Ernährung im Ovar abhängt. Somit muss wohl auch die Kernplasmarelation wenigstens indirekt von der Ernährung beeinflusst werden.

Inwieweit die Temperatur noch direkt dieses Verhältnis beeinflusst, kann ich leider zurzeit noch nicht angeben. Eine Einwirkung derselben im Sinne Hertwigs ist ja höchst wahrscheinlich. Soviel halte ich aber für sicher, dass der erste auf die Kernplasmarelation und das Geschlecht wirkende Faktor bei Dinophilus die Ernährung ist.

Sehr interessant und wichtig ist das Versuchsergebnis R. Hertwigs an Fröschen. Es ergab Befruchtung frühreifer und überreifer Eier einen wesentlichen Überschuss an männlichen Larven, gegenüber dem Geschlechtsverhältnis normal abgelegter Eier. Er folgert daraus, dass „auf der Höhe der Laichperiode ein Optimum für das weibliche Geschlecht gegeben ist, welches zugunsten des männlichen Geschlechtes abgeändert wird, je näher sich die Eier dem Anfang oder dem Ende der Laichfähigkeit befanden." Bringen wir damit in Zusammenhang, was Oskar Schultze auf Grund aller bisherigen Beobachtungen sagt, dass „die Produktion der männlichen Fortpflanzungszellen im Vergleich mit derjenigen der weiblichen einer geringeren Leistung des Organismus . . . . . entspricht," so können wir als vorläufiges Resultat den Satz aufstellen:

Günstige Existenzbedingungen, die durch Einwirkung verschiedener Faktoren, wie Ernährung und Temperatur hervorgerufen werden können, begünstigen die Bildung weiblicher Nachkommen. Beeinflusst wird durch diese äusseren Verhältnisse die Kernplasmarelation der propagatorischen Zellen und diese ist es dann, welche ihrerseits die Differenzierung des Eies oder Embryos in verschiedener geschlechtlicher Richtung veranlasst und beherrscht.

Die erstgenannten äusseren Faktoren sind also die Ursachen, die als Folge eine verschiedene Kernplasmarelation zeitigen.

Auf Grund aller dieser Ergebnisse möchte ich deshalb meine Auffassung der geschlechtsbestimmenden Faktoren in folgender Weise präzisieren:

Auf die Bildung der propagatorischen Zellen übt der Ernährungszustand des Weibchens während der Ovogenese einen entschiedenen Einfluss aus und zwar durch Einwirkung auf die Kernplasmarelation. Diese aber kann noch durch weitere Umstände, vor allem durch Parthenogenese oder Befruchtung beeinflusst werden. Je höher ein Tier organisiert ist, desto vielfacher und verschiedenartiger werden diese Einflüsse sein. Es ist also weder für das ganze Tierreich nur ein geschlechtsbestimmender Faktor anzunehmen, noch auch ist der Zeitpunkt der geschlechtlichen Fixierung des Eies überall der gleiche. Die weitere Untersuchung des Geschlechtsproblems ist damit auf tiefere Erforschung der Vorgänge in der Zelle verwiesen.

Zum Schlusse sei es mir noch gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Richard Hertwig, für seine unermüdliche, liebenswürdige Anleitung und Belehrung meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Auch dem ersten Assistenten des Instituts, Herrn Privatdozenten Dr. Goldschmidt, verdanke ich sehr vielfache Unterstützung und Anregung.

Literaturverzeichnis.

1. Beard: The determination of sex in animal development. Jena 1902
2. Boveri: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.
3. Cuénot: Sur la détermination du sexe chez lés animaux. Bull. scient de la France. T. XXXII, 1899.
4. Doflein: Die Eibildung bei Tubularia. Zeitschr. Wissensch. Zool., Bd. 62. 1897.
5. Hertwig, Richard: Was veranlasst die Befruchtung der Protozoen? Sitz.-Ber. Ges. f. Morph. u. Physiol. München 1899, Heft 1.

6. Derselbe: Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Sitz.-Ber. Ges. für Morph. und Physiol. München 1899, Heft 2.

7. Derselbe: Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitz.-Ber. Ges. für Morph. und Physiol. München 1900, Heft 1.

8. Derselbe: Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. Mathem.-phys. Klasse kgl. bayr. Ak. der Wissensch., Bd. XXXII. 1902, Heft 1.

9. Derselbe: Über Korrelation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl., Bd. XXIII. 1903.

10. Derselbe: Über das Wechselverhältnis von Kern- und Protoplasma. München 1903.

11. Derselbe: Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. Deutschen zool. Ges. 1905.

12. Issakowitsch: Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphnoiden. Biol. Centralbl., Bd. XXV. 1905.

13. Korschelt: Über Bau und Entwicklung des Dinophilus apatris. Zeitschr. Wissensch. Zool., 37. Bd. 1882.

14. Korschelt u. Heider: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Jena 1902.

15. Lenhossèk: Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.

16. Maupas: Sur la multiplication et la fécondation de l'Hydatina senta Ehr. C. R. Ac. sc. Paris. T. 111. 1890.

17. Derselbe: Sur la détermination de la sexualité chez l'Hydatina senta. C. R. Ac. sc. Paris, T. 113. 1891.

18. Nelson: The early development of Dinophilus: a study in celllineage. Proceed. Acad. natur. sciences. Philadelphia, V. LVI. 1904.

19. Nussbaum: Die Entstehung des Geschlechtes bei Hydatina senta. Arch. mikros. Anat., Bd. 49. 1899.

20. Schultze, Oskar: Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. mikrosk. Anat., Bd. 63. 1903.

21. Strassburger: Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl. 1900.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel II.

Abgekürzte Bezeichnungen:

B. Z.	= Bindegewebszelle.	E. Z.	= Eizelle.
C.	= Cuticula.	K. E.	= Körperepithel.
D.	= Darm.	M.	= Magen.
D. E.	= Darmepithel.	N. Z.	= Nährzelle.
D. Fbl.	= Darmfaserblatt.	Ov.	= Ovarium.
D. h.	= Dotterhaut.	U. G. Z.	= Urgeschlechtszellen.
E. Fl.	= Ernährungsflüssigkeit.		

Sämtliche Bilder sind mit dem Abbéschen Zeichenapparat angefertigt. Vergrösserung: Leitz 2 mm Apochromat; Comp.-Oc. 4; Tubuslänge 15,5. Objekttischhöhe. Färbung, wo nichts anderes bemerkt, Borax-Karmin und Delafields Hämatoxylin.

Fig. 1. Hinteres, ventrales Ende eines jungen Weibchens mit Ovarium. a und b scheinbar einwandernde Primordial-Eizellen.
Fig. 2. Ovarium eines etwas älteren Weibchens.
Fig. 3. Zwei verschmelzende Ovogonien (Eosin).
Fig. 4. Teil eines Ovars mit Ovogonien in verschiedenen Verschmelzungsstadien. Zeitliche Reihenfolge der Stadien a, b, c.
Fig. 5. Teil eines Ovars. Anfangsstadium der Ovocytenbildung.
Fig. 6. Zwei Ovogonien, deren Kerne noch getrennt im schon vereinigten Protoplasmaleib liegen.
Fig. 7. Ovocyte kurz vor ihrer Fertigstellung. Dotterhaut teilweise gebildet (Eosin).
Fig 8. Keimbläschen einer Ovocyte, die ihr Wachstum durch Verschmelzung beendet hat.
Fig. 9. Keimbläschen einer Ovocyte, die fast fertig zum Beginn der ersten Reifungsteilung ist (Eosin).

Lebenslauf.

Ich, Hans Karl Theodor Freiherr von Malsen, bin geboren am 2. Juni 1870 zu Traunstein in Oberbayern als Sohn des jetzigen Kgl. Bayr. Regierungsrates und Bezirksamtmannes in Bad Tölz, Adalbert Freiherrn von Malsen und seiner Gattin Helene geb. von Zwehl. Nachdem ich meine ersten Jugendjahre im elterlichen Hause in Tegernsee verlebt hatte, kam ich zum Besuche der Volksschule zu einer befreundeten Familie nach München. Am 1. Oktober 1880 bezog ich das Kgl. Wilhelmsgymnasium in München. Im Jahre 1884 wurde ich in die Kgl. Bayr. Pagerie aufgenommen und blieb in diesem Institute bis zum Absolutorium im August 1889.

Da ich mich der militärischen Laufbahn zuwenden wollte, wurde ich zugleich mit meinem Abgange vom Gymnasium zum Portepeefähnrich im Kgl. Infanterie-Leib-Regiment ernannt. Nach dem Besuche der Kriegsschule erfolgte meine Beförderung zum Sekondleutnant am 1. März 1891 im gleichen Regimente, dem ich nun, im Jahre 1899 zum Oberleutnant befördert, bis Oktober 1903 angehörte.

1893 wurde ich durch die Gnade S. Kgl. Hoheit des Prinzregenten zum Kammerjunker, 1904 zum Kgl. Kämmerer ernannt.

Am 7. November 1893 vermählte ich mich mit Elfriede Mautner Edlen von Markhof aus Wien.

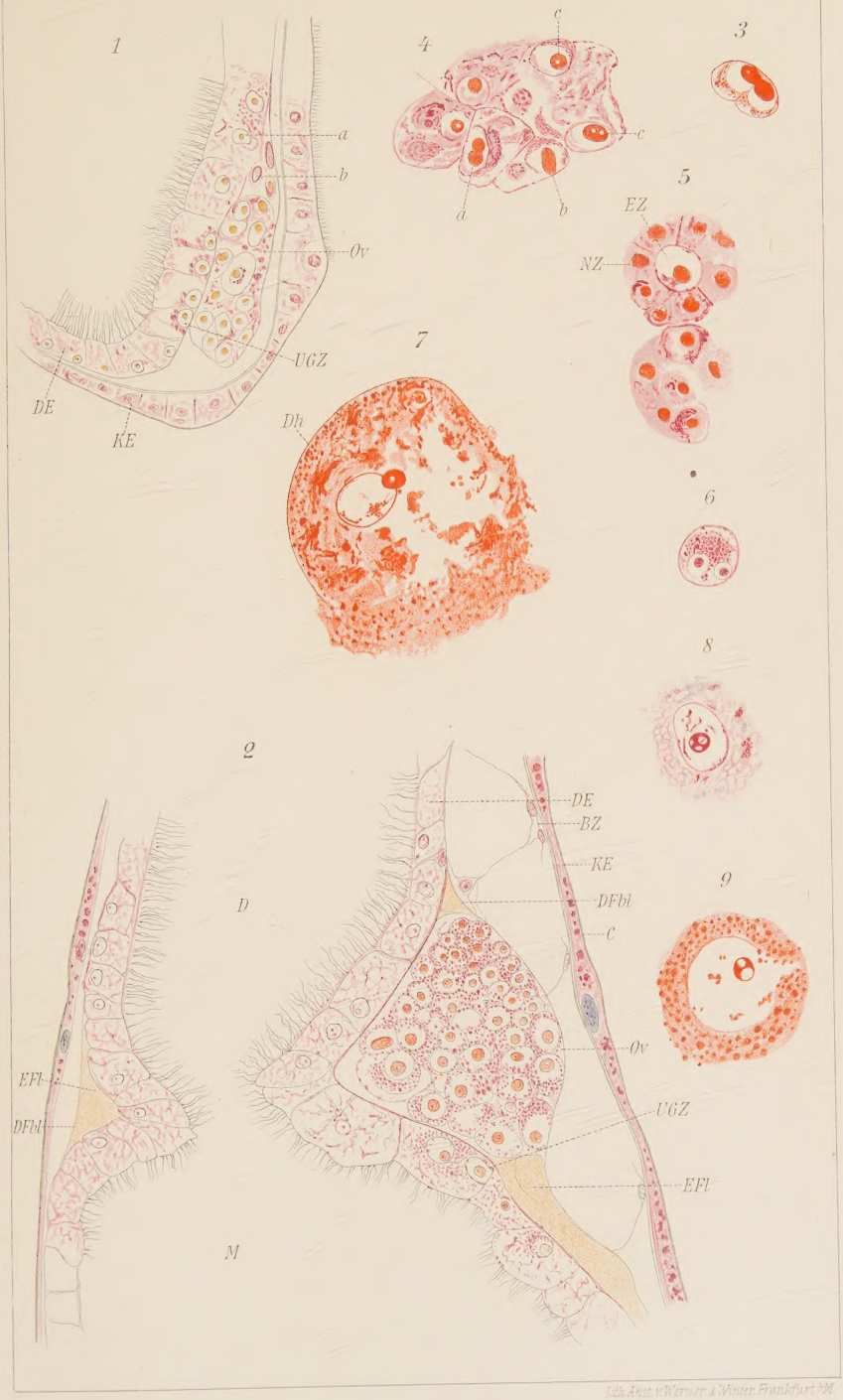
Da mein von Jugend an lebhaftes Interesse für die Natur im Laufe der Jahre durch Lektüre und Vorträge, durch Anregung von Freunden und Kameraden und durch häufige Reisen eine stete Steigerung erfahren hatte, entschloss ich mich, im Herbste 1902 um einen einjährigen Urlaub zum Besuche der Universität nachzusuchen. Ich hörte in München die Vorlesungen der Professoren Richard Hertwig, Göbel, Rothpletz, von Baeyer und Röntgen und arbeitete zugleich praktisch im zoologischen Institut. Nachdem ich mich in einjährigem Studium überzeugt hatte, dass

es mir unmöglich sein würde, die Beschäftigung mit den Naturwissenschaften wieder aufzugeben, liess ich mich zu den Offizieren der Reserve überführen, um mich ganz der Zoologie zu widmen.

Im Wintersemester 1903/04 arbeitete ich bei Boveri in Würzburg und studierte zugleich menschliche Anatomie bei Stöhr und Sobotta. Vom Sommersemester 1904 bis jetzt war ich wieder in München immatrikuliert, wo ich ausser den ganztägigen Arbeiten bei Professor Hertwig noch die Spezialvorlesungen von Maas, Doflein und Goldschmidt belegt hatte.

München, im Februar 1906.

Hans Freiherr von Malsen
cand. zool.



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Druck von Aug. Weisbrod in Frankfurt a. M.